Über Bau und Entwicklung des Auges von *Gammarus*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Emmi Schatz
aus Bochum i. W.

Marburg 1929

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1929

Über Bau und Entwicklung des Auges von *Gammarus*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät der
Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Emmi Schatz
aus Bochum i. W.

Marburg 1929

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1929

Als Dissertation angenommen am 15. März 1929
Berichterstatter: Herr Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Korschelt
Tag der mündlichen Prüfung: 15. Mai 1929

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

Sonderabdruck aus: „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“, Bd. 135, Seite 539

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 540
Material und Untersuchungsmethoden 542
A. Der Bau des ausgebildeten Auges 543
I. Der dioptrische Apparat 543
1. Die Cornea und ihre Matrix 543
2. Die Krystallkegel 544
3. Die Pigmentzellen 544
II. Die Retina 545
1. Der distale Abschnitt der Retina 545
a) Die Sehzellen 545
b) Das Rhabdom 546
c) Die Füllzellen 548
2. Der proximale Abschnitt der Retina 548
a) Die Kernschicht der Sehzellen 548
b) Degeneration von Sehzellkernen 549
c) Innervierung der Sehzellen 550
d) Die Ganglienzellen der Kernschicht 551
III. Nebenbestandteile des Auges 553
1. Die Augenkapsel 553
2. Die Membrana fenestrata 553
B. Zur Entwicklung des Auges 553
I. Äußeres Sichtbarwerden der Augenanlagen 554
II. Erste Anlage des zusammengesetzten Auges bei Krebsen und Insekten nach der Literatur 557
III. Histologische Untersuchungen 559
1. Stadium A 559
2. Stadium B 559
3. Stadium C 561
4. Bildung des Krystallkegels 563
5. Stadium D 567

Seite
6. Stadium E 568
7. Stadium F 569
8. Stadium G 570
Erklärung der Abkürzungen an den Abbildungen 571
Literaturverzeichnis 572

Einleitung.

Ursprünglich war mit dieser Arbeit über die Augen von *Gammarus* beabsichtigt, im Anschluß an die Untersuchungen von C. Herbst und M. J. Steele die Regeneration der Augen bei den einheimischen Amphipoden, vielleicht auch bei den Isopoden zu untersuchen. Als ich damit begann und die Vorversuche anstellte, machte sich der naheliegende Wunsch geltend, Bau und Entwicklung der Augen dieser Krebse etwas näher kennen zu lernen, um die späteren Ergebnisse dieser Versuche besser beurteilen zu können. Deshalb wandte ich mich während der Vorversuche zur Regeneration dem Studium des *Gammarus*-Auges und seiner Entwicklung zu. Die Durchsicht des einschlägigen Schriftwerkes ergab dabei, daß manches sowohl in dem feineren Bau wie in der Entwicklung dieser zusammengesetzten Augen nicht genügend geklärt war, weshalb ich mich tiefer, als vorher beabsichtigt, in dieses Gebiet versenkte. Daraus ist die vorliegende Arbeit entstanden. Wenn ich die Resultate meiner Vorversuche an dieser Stelle kurz mitteile, so geschieht dies deshalb, weil sie bei etwaiger Aufnahme solcher Versuche von anderer Seite vielleicht doch den einen oder den andern Hinweis geben können.

Meine ersten Versuchstiere waren Wasserasseln, bei denen ich ein Auge mit einer Nadel entfernte. *Asellus aquaticus* war aber für diese Versuche sehr ungeeignet, da einerseits die Tiere fast alle kurze Zeit nach der Operation starben, und da anderseits das Auge bei ihnen nur aus vier Einzelaugen besteht. Ich ging dann zu *Gammarus pulex* und *Carinogammarus* über. Auch bei diesen Tieren entfernte ich ein Auge mit einer Nadel, wobei ich darauf bedacht war, möglichst sorgfältig das ganze Auge zu entfernen. Auch hier starben die weitaus meisten Tiere nach der Operation; aber bei der großen Zahl der operierten Tiere gelang es doch, einige ein paar Monate am Leben zu erhalten. C. Herbst und M. I. Steele teilen ebenfalls mit, daß ein sehr hoher Prozentsatz ihrer Versuchstiere gleich nach der Operation starb und daß die Überlebenden sich nur zum Teil längere Zeit hielten. 14 meiner Versuchstiere lebten noch 2—6 Monate nach der Operation; zehn dieser Tiere waren *Gammarus pulex*, vier waren *Carinogammarus*. Nach der Operation tritt zunächst Wundverheilung ein, wie dies auch Herbst und Steele für ihre Versuchstiere schildern. Die anfangs helle Wunde wird allmählich mit einem tiefschwarzen Wundüberzug bedeckt, der sich mit einer Nadel hart wie das umgebende Chitin anfühlt. Findet bald nach der Verletzung eine Häutung statt, so tritt hinterher wieder der Wundüberzug auf. Findet die Häutung erst nach längerer Zeit statt, so daß inzwischen Wundheilung eintreten konnte, so gleicht die frühere Wundfläche nach der Häutung vollkommen dem umgebenden Chitin. Von dem Auge ist keine Spur mehr vorhanden. Da ich bei keinem meiner Versuchstiere histologische Untersuchungen gemacht habe, stützen sich sämtliche folgenden Angaben auf äußere Beobachtungen.

Bei sechs Exemplaren von *Gammarus pulex* trat nach der Wundverheilung keine Veränderung der früheren Wundfläche mehr auf, obwohl sie noch längere Zeit am Leben erhalten und beobachtet wurden. Von den restlichen Versuchstieren waren vier *Gammarus pulex* und vier *Carinogammarus*. Auch hier erfolgte zunächst normale Wundverheilung, nach der die frühere Wundfläche der übrigen Körperoberfläche vollkommen gleich sah. Erst längere Zeit nach der Wundverheilung — mindestens eine Häutung lag immer dazwischen — traten Veränderungen der früheren Wundfläche ein, die man wohl als Regenerationserscheinungen ansprechen muß. C. Herbst (1900, S. 216) gibt ebenfalls an, daß bei seinen Versuchstieren (z. B. *Palaemon*) nach der Wundverheilung zunächst von einer Regeneration des amputierten Organes noch nichts zu bemerken ist, und daß sich erst nach den folgenden Häutungen bei einer Anzahl der operierten Krebse deutliche Regenerate wahrnehmen lassen. Außerdem weist Herbst darauf hin (1900, S. 220), daß das Regenerationsvermögen bei den einzelnen Tieren sehr verschieden ist, und daß bei der Mehrzahl der Tiere überhaupt keine Regenerate auftreten.

Die Regenerationserscheinungen traten bei *Carinogammarus* deutlicher zutage als bei *Gammarus pulex*, und zwar lag, wie ich eben betonte, immer längere Zeit zwischen Wundverheilung und Beginn der Regeneration. Auf der Wundfläche, die nach der Wundverheilung der übrigen Körpercuticula gleicht, treten bei der Regeneration ein oder mehrere kleine schwarze Pünktchen auf, die wahrscheinlich als Ommatidien zu deuten sind. In einem Falle — bei einem Exemplar von *Carinogammarus* — traten zuerst rote Fleckchen auf der früheren Wundfläche auf, die allmählich in schwarze Pünktchen übergingen. Dieses Verhalten ist besonders interessant, da sich in der Ontogenie die ersten Ommatidienanlagen äußerlich auch als kleine rote Punkte bemerkbar machen.

Rückblickend will ich noch einmal die Begründung für die Annahme geben, daß es sich bei den beschriebenen Vorgängen um eine Regeneration handelt. Ein Teil der operierten Tiere weist nach der vollständigen Wundverheilung keine Veränderung der früheren Wundfläche mehr auf, obwohl diese Tiere noch längere Zeit am Leben erhalten werden. Ein andrer Teil der operierten Tiere zeigt zunächst auch vollständige Wundverheilung, und die frühere Wundfläche weist nach der Verheilung anfänglich keine Veränderungen auf. Erst längere Zeit nach der Wundheilung treten auf der früheren Wundfläche kleine schwarze oder rötliche Fleckchen auf, die sich zum Teil im Laufe der Zeit noch vermehren. Gesichert erscheint, daß es sich hier um Neubildungen handelt. Daß diese Neubildungen Ommatidien sind oder sich noch dazu differenzieren, ist eine Annahme, die sich darauf stützt, daß auch in der Ontogenie als einer der ersten Schritte bei der Ommatidiendifferenzierung die Pigmentablagerung zu erfolgen pflegt. Daß diese neugebildeten schwarzen Punkte viel kleiner sind als normale Ommatidien, spricht nicht gegen die Annahme, daß es sich hier um Regenerate handeln könnte, kommt es doch sehr häufig vor, daß Neubildungen nicht die Größe des ursprünglichen Organs erreichen.

Zum Schluß möchte ich noch eingehen auf die Gründe, die in vielen Fällen den Ausfall einer Regeneration veranlaßt haben können. Bei den Gammariden liegt das Ganglion opticum sowohl dem Gehirn wie dem Auge dicht an. Da ich in allen Fällen bestrebt war, das Auge so vollständig wie möglich zu entfernen, ist es sehr wahrscheinlich, daß ich immer das Ganglion opticum mehr oder

weniger stark mit verletzt habe, in manchen Fällen wohl auch das Gehirn selbst. Auf diese Tatsache ist zunächst einmal sehr wahrscheinlich die außerordentlich hohe Sterblichkeitsziffer der operierten Tiere, dann aber auch bei vielen Überlebenden das Ausbleiben der Regeneration zurückzuführen, anderseits in den Fällen, wo Regeneration eintrat, die sehr lange Dauer zwischen Wundverheilung und Regeneration, außerdem aber auch der geringe Grad der Regeneration. Bei meinen letzten Ausführungen, besonders in bezug auf die Rolle, die das Ganglion opticum bei der Augenregeneration spielt, habe ich mich hauptsächlich auf die Erfahrungen gestützt, die vor allen Dingen C. Herbst, aber auch M. I. Steele bei ihren Untersuchungen gemacht haben.

Dann möchte ich noch auf einen Punkt hinweisen, der mir bei meinen Versuchen aufgefallen ist. Von den 14 Tieren, die längere Zeit am Leben blieben und während dieser Zeit kontrolliert wurden, waren zehn Tiere *Gammarus pulex* und vier Tiere *Carinogammarus*. Die sechs Tiere, die keine Regeneration zeigten, waren *Gammarus pulex*. Von den übrigen acht Tieren waren vier *Gammarus pulex* und vier *Carinogammarus*. Mag es nun auch Zufall sein, daß sämtliche sechs Tiere, bei denen die Regeneration ausblieb, *Gammarus pulex* waren, und daß sämtliche *Carinogammarus*, die unter diesen Versuchstieren waren, regenerierten — diese verhältnismäßig geringen Zahlen sind ja noch nicht beweiskräftig —, so ist es doch auffallend, daß die deutlicheren und klareren Fälle von Regeneration bei *Carinogammarus* eintraten. — Diese letzte Ausführung soll nichts weiter sein, als ein Hinweis darauf, daß sich *Carinogammarus* zu derartigen Regenerationsversuchen vielleicht besser eignet als *Gammarus pulex*.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material für meine Untersuchungen stammt aus einem Quellgraben aus der Nähe von Wehrshausen bei Marburg, soweit es sich um *Gammarus pulex* handelt; *Carinogammarus* holte ich aus einem von der Lahn abgezweigten Graben, der mit *Elodea* bewachsen war. Der Quellgraben ist dicht mit der Umbellifere *Berula angustifolia* bewuchert; die Gammariden sitzen an den Wurzeln der Pflanzen. Durch Abschütteln der Pflanzen konnte man die Tiere im Sommer wie im Winter in großen Mengen erhalten. Ich hielt die Gammariden gewöhnlich in einem Sammelbecken bei einem Wasserstand von ungefähr 10 cm. Durchlüftung erwies sich nicht als unbedingt notwendig, dafür mußte ich aber im Sommer das Wasser wenigstens jeden zweiten Tag erneuern, wozu das Marburger Leitungswasser sich als geeignet erwies. Im Winter wechselte ich das Wasser nur alle paar Wochen einmal. Als Pflanzenmaterial verwendete ich hauptsächlich *Elodea*. Diese Pflanze hatte den Vorzug, daß sie von den Tieren gern als Nahrung genommen wurde. Dagegen habe ich nie beobachtet, daß die Pflanze ihres Fundortes, *Berula angustifolia*, von den Gammariden benagt wurde. Einzeln hielt ich die Tiere in Wassergläsern und setzte auch hier kleine Stücke von *Elodea* hinzu.

An Fixierungsflüssigkeiten versuchte ich Heidenhain-Susa, Petrunkewitsch, Alkohol-Eisessig nach Strauss (1909), Hennings Gemisch, Zenker-Eisessig und Zenker-Formol, letzteres entweder nach der Modifikation von Helly oder von Maximow unter Zusatz von Osmiumsäure. Bei allen diesen, außer Alkohol-Eisessig, war es unmöglich, die Krystallkegel in den Augen der

Tiere zu schneiden; sie sprangen heraus und zerstörten zum Teil die übrigen Gewebe des Auges. Als einziger Ausweg erwies sich die Anwendung von Diaphanol, und zwar machte ich die besten Erfahrungen mit einer mindestens achtstündigen Fixierung in ZENKER-Formol und einer nachfolgenden Diaphanolbehandlung von etwa 10 Stunden. Bei jüngeren Tieren kann man die Zeitdauer sowohl der Konservierung wie der Diaphanolbehandlung entsprechend verkürzen. Das histologische Bild war nach der Fixierung mit den angeführten Modifikationen des ZENKER-Formolgemisches ein sehr ähnliches; die Fixierung nach HELLY ist aber bedeutend einfacher, da bei Zusatz von Osmiumsäure sowohl die Fixierungsdauer wie die Diaphanolbehandlung sehr verlängert werden müssen. Meine Untersuchungen wurden im allgemeinen an ZENKER-Formolpräparaten ausgeführt, doch wurden auch mit Alkohol-Eisessig fixierte Tiere als Vergleichsmaterial verwandt.

Die Schnittdicke betrug bei den von mir untersuchten Serien bei jüngeren Tieren 3—5 μ, bei älteren 3—8 μ. An Färbungen verwandte ich hauptsächlich das HEIDENHAINsche Hämatoxylin mit nachfolgender Säure-Fuchsin- oder Eosingegenfärbung. Dabei ergab die Eosingegenfärbung sehr viel klarere und schönere Bilder als Säure-Fuchsin. Mit MALLORY-Färbung erhielt ich keine günstigen Resultate, doch erwies sich eine Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Eosingegenfärbung für Übersichtsbilder als brauchbar. Vor der Konservierung wurden den Tieren außer den ganz jungen Stadien die Köpfe abgeschnitten, damit die Fixierungsflüssigkeiten besser eindringen konnten.

Mit der Diaphanolbehandlung machte ich im allgemeinen gute Erfahrungen. Selbstverständlich empfiehlt es sich, das Minimum der zur Schneidbarkeit notwendigen Einwirkungsdauer des Diaphanols zu wählen. Ich konnte bei derartig behandelten Tieren keine nachteiligen Wirkungen des Diaphanols feststellen.

Erst am Schlusse meiner Untersuchungen wandte ich bei Embryonen die CARNOYsche Fixierungsflüssigkeit an, die sehr gute Resultate zeitigte.

A. Der Bau des ausgebildeten Auges.

Bei meiner Untersuchung des ausgebildeten Auges von *Gammarus pulex* konnte ich häufig die Angaben der früheren Autoren, von denen besonders CARRIÈRE, PARKER und STRAUSS zu nennen sind, bestätigen. Die Angaben von SARS und GRENACHER (1867 und 1879) über das Auge von *Gammarus* gehen im wesentlichen nicht über die Beschreibung des dioptrischen Apparates, also der Cornea und der Krystallkegel, hinaus.

I. Der dioptrische Apparat.

1. Die Cornea und ihre Matrix.

Die Cornea unterscheidet sich nicht von der allgemeinen Körpercuticula; sie ist unfacettiert und zieht gleichmäßig über das Auge hinweg (CARRIÈRE, PARKER, STRAUSS, SARS, GRENACHER). Sie besteht aus zwei wieder in sich geschichteten Lagen (STRAUSS). Die Dicke der Cornea

schwankt zwischen 4—15 μ; sie hängt wohl von dem Alter der Cuticula zwischen zwei Häutungen ab.

Die Corneagenzellschicht, von der die Cornea abgeschieden wird, bildet bekanntlich die Fortsetzung der allgemeinen Körperhypodermis. Sie ist eine sehr niedrige Zellschicht, da sie fast ganz von den Ommatidien verdrängt wird (Strauss, S. 9); ihre Kerne sind dementsprechend meist flach und schmal und liegen häufig zwischen den Ommatidien. Eine regelmäßige Anordnung der Corneagenzellen und ihrer Kerne besteht nicht, worauf auch der Mangel der Facettierung zurückzuführen ist (Parker 1891, S. 70). Die Corneagenzellschicht scheidet genau wie die übrige Hypodermis an ihrer proximalen Seite eine Basalmembran aus, die über dem Auge mit der Augenkapsel zu einer einheitlichen Lamelle verschmilzt. An den Augenrändern kann man leicht die Trennung der beiden Komponenten beobachten (Parker 1891).

2. Die Krystallkegel.

Unmittelbar unter der Corneagenzellschicht, nur durch die eben erwähnte Lamelle von ihr getrennt, liegen die Krystallkegel. Jeder Kegel besteht aus zwei gleichen Längshälften und wird von zwei Krystallkegelzellen abgeschieden (Carrière, Parker, Strauss). Von diesen Zellen findet man beim ausgewachsenen Auge nur noch die der distalen Fläche des Kegels anliegenden Semperschen Kerne (Strauss, Carrière, Parker). In frischem Zustand zeigen die Krystallkegel eine völlig homogene Struktur, während man auf den Schnitten häufig Vacuolenbildung beobachten kann, die als eine Folge der Konservierung anzusehen ist.

In der Mitte des Auges sind die Krystallkegel am größten und am besten ausgebildet; nach den Rändern zu nehmen sie an Größe ab, da dort die Bildung der neuen Ommatidien erfolgt (Grenacher, Carrière, Parker, Strauss). Die Länge der Krystallkegel beträgt nach Carrière 30—50 μ; diese Angabe konnte ich bestätigen.

3. Die Pigmentzellen.

Die Krystallkegel werden scheidenartig von den Pigmentzellen umgeben; diese gehen nach Angabe von Carrière und Strauss proximal ohne Zellgrenze in die Retinulazellen über. Auch mir gelang es nicht, Zellgrenzen zwischen diesen beiden Zellarten nachzuweisen (Abb. 2). Auf Querschnitten durch den Krystallkegel fand ich fünf dieser Zellen (Abb. 1), von denen eine rudimentär ist. Carrière ist sich über die Zahl dieser Zellen nicht ganz im klaren, während die Abbildungen

Parkers (1891, Taf. 1, Fig. 4 und 5) mit den von mir gefundenen Querschnitten übereinstimmen. Für *Orchomenopsis Rossi* gibt Strauss ebenfalls vier normale Pigmentzellen und eine rudimentäre an. Wie schon Strauss betont, sind die Kerne der Pigmentzellen sehr schwer aufzufinden, da sie sehr zarte Gebilde sind. Es gelang mir nur in zwei Fällen, diese Kerne mit Sicherheit festzustellen (Abb. 2).

Ebensowenig wie den früheren Autoren war es mir möglich, die

Abb. 1. Querschnitt durch den proximalen Teil eines Krystallkegels mit den fünf Pigmentzellen. Vergr. 816.

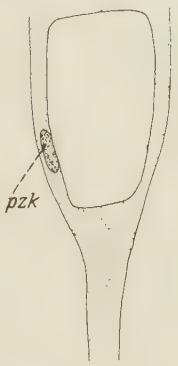

Abb. 2. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums mit einem Pigmentzellkern (*pzk*). Vergr. 574.

Anzahl der Pigmentzellkerne im Umkreis eines Krystallkegels zu bestimmen. Es besteht nämlich die Möglichkeit, daß die rudimentäre Pigmentzelle kernlos ist. Dieses Verhalten gibt Strauss z. B. für *Orchomenopsis Rossi* an, wo die vier normalen Pigmentzellen je einen Kern enthalten, der jedoch bei der fünften rudimentären Zelle fehlt. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bei *Gammarus* ganz ähnlich.

II. Die Retina.

Die Retina setzt sich aus den einzelnen, einem Ommatidium zugehörigen Retinulae zusammen; sie wird durch die Membrana fenestrata in einen distalen und in einen proximalen Abschnitt eingeteilt. Der distale Teil einer Retinula beginnt unmittelbar unter dem Krystallkegel und reicht bis zur Membrana fenestrata; der proximale Abschnitt liegt zwischen der Membrana fenestrata und der Basalmembran des Auges.

1. Der distale Abschnitt der Retina.

a) Die Sehzellen.

Jede Retinula besteht bei *Gammarus pulex* wie bei den Amphipoden im allgemeinen aus fünf Sehzellen (Carrière, Parker, Strauss), die in ihrem Zentrum das Rhabdom bilden (Abb. 3–7). Distal gehen die Sehzellen scheinbar ohne Zellgrenzen in die Pigmentzellen über, wie schon erwähnt wurde. Sowohl die Pigmentzellen wie die Sehzellen weisen

eine dichte Pigmentierung auf. Eine der fünf Sehzellen bleibt stark hinter den andern an Größe zurück (Abb. 3 –9), und zwar nicht nur in dem rhabdomhaltigen Teil, sondern, wie ich entgegen den Abbildungen

Abb. 3. Querschnitte durch den distalen Teil eines Rhabdoms mit den umgebenden Sehzellen. Vergr. 816.

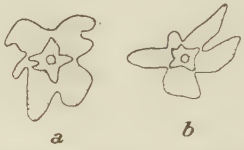

Abb. 4. Querschnitt durch den mittleren Teil eines Rhabdoms mit den fünf Retinulazellen. Vergr. 680.

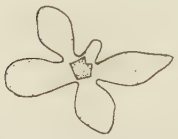

Abb. 5. Querschnitt durch den proximalen Teil eines Rhabdoms. Vergr. 816.

Abb. 6. Querschnitt durch die proximale Spitze eines Rhabdoms. Vergr. 816.

Abb. 7. Querschnitt durch die proximale Spitze eines Rhabdoms, noch etwas weiter unterhalb wie in Abb. 6. Vergr. 816.

von Carrière und Parker feststellen konnte, bis zum Übergang in die Kernschicht der Sehzellen (Abb. 8); allerdings ist proximal der Unterschied nicht mehr so groß, da in dieser Gegend auch die übrigen Sehzellen sich sehr verkleinert haben. Ein ähnliches Verhalten gibt Strauss (1909, Taf. 1, Fig. 46) für den Gammariden *Orchomenopsis Rossi* an.

Abb. 8. Querschnitt durch die Fadenabschnitte der Sehzellen. Vergr. 816.

Diese Straussschen »Fadenabschnitte«, die in Wirklichkeit aber bandförmig sind, verlaufen nach Strauss getrennt voneinander; das würde auch mit der Abbildung von Parker (1891, Taf. 1, Fig. 7) übereinstimmen. Nach meinen Präparaten verlaufen die Sehzellen in diesem Abschnitt stets in Zusammenhang miteinander (Abb. 8), was auch der Carrièreschen Abbildung entspricht.

b) Das Rhabdom.

Sowohl von Carrière (1885), wie von Strauss (1909) wird angegeben, daß das Rhabdom bei *Gammarus* ein aus fünf rinnenförmigen Rhabdomeren verschmolzener Stab sei. Von den fünf Rhabdomeren bleibe nach der distalen Seite hin eins im Wachstum zurück, so daß das Rhabdom hier nur aus vier Rhabdomeren bestehe. Auch Parker, der

1891 das fünfte Rhabdomer nicht nachzuweisen vermochte, scheint später andrer Ansicht geworden zu sein, da er in seiner Arbeit »The photomechanical changes in the retinal pigment of *Gammarus*« (1899) auf seinen Retinulaquerschnitten fünf Rhabdomere abbildet.

Das Rhabdom ist an seinem proximalen Ende verjüngt, an seinem distalen Ende verbreitert und etwas muldenartig vertieft zur Aufnahme der proximalen Spitze des Kristallkegels (Carrière, Parker, Strauss). Als Rhabdomere sind nach Strauss (1909) nicht die Arme des Rhabdoms zu betrachten, sondern die rinnenförmigen, den Sehzellen nach der zentralen Seite zu aufsitzenden Säume.

Auch Parker (1891) gibt an, die Rhabdomere seien um ihre Längsachse geknickte Platten, deren Hälften rechtwinklig zueinander ständen. Die vier geknickten Längskanten der Rhabdomere nehmen dabei die Achse des Ommatidiums ein (Parker). Diese Angabe Parkers, die er zu einer Zeit gemacht hat, als er das fünfte Rhabdomer noch nicht nachgewiesen hatte, würde also auf die distale Hälfte des Rhabdoms zutreffen. Im proximalen Teil verhalten sich die Rhabdomere natürlich entsprechend, nur daß hier eben nach Carrière und Strauss noch ein fünftes Rhabdomer eingeschoben wird.

Zunächst konnte ich nach meinen mit Zenker-Formol konservierten und mit Heidenhain-Eosin gefärbten Präparaten die Angabe bestätigen, daß das Rhabdom in seinem distalen Teil aus vier Rhabdomeren besteht (Abb. 3a). In diesem distalen Teil trennen sich die Komponenten des einen Rhabdomarmes, wie schon Parker (1891) angibt, an ihrer Spitze ein wenig, so daß die fünfte rudimentäre Retinulazelle etwas zwischen sie eindringen kann (Abb. 3). Da in meinen Präparaten die Grenzen zwischen den einzelnen Rhabdomeren im proximalen Teil nicht aufzufinden waren, waren an Hand der Querschnitte (Abb. 4) zwei Deutungen möglich. Die eine war die, daß sich das Rhabdom auch in diesem proximalen Teil nur aus vier Rhabdomeren zusammensetze, und die Komponenten des einen Armes sich genau so verhielten wie in ihrem distalen Teil. Es sprach aber auch nichts gegen die Deutung, daß sich hier vielleicht noch ein fünftes Rhabdomer einschieben könnte. Hier können eben die Grenzlinien zwischen den Rhabdomeren allein Aufschluß geben.

Später untersuchte ich dann noch andre Präparate, die mit Heidenhain-Susa konserviert und mit Heidenhain-Eosin gefärbt waren. An diesen Präparaten hatte anscheinend eine Schrumpfung des Rhabdoms stattgefunden in der Weise, daß die einzelnen Rhabdomere mit ihren Bildungszellen in Verbindung blieben, untereinander dagegen stark

auseinander gewichen waren (Abb. 9). Diese für die Untersuchung günstigeren Präparate zeigen mit voller Klarheit die Zusammensetzung des Rhabdoms aus fünf Rhabdomeren im proximalen Teil. Jedoch läßt sich an diesen Präparaten nicht die Längsknickung der Rhabdomere erkennen.

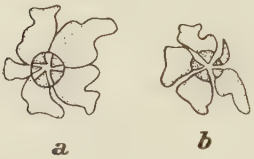

Abb. 9. Zwei Rhabdomquerschnitte mit Retinulazellen. Vergr. 816.

Die Länge des Rhabdoms beträgt nach Carrière (1885, S. 156) 35 μ. Dieser Angabe kann ich mich nach den an meinen Präparaten vorgenommenen Messungen anschließen. Die distale Breite des Rhabdoms beträgt ungefähr 9 μ.

c) Die Füllzellen.

Die Füllzellen liegen als Füllmasse oberhalb der Membrana fenestrata in dem Raum zwischen den einzelnen Retinulae. Die Füllzellkerne zeigen auf meinen Schnitten meist unregelmäßige Gestalt (Abb. 10): häufig bilden sie im Gegensatz zu allen andern Kernelementen von *Gammarus* zahlreiche Vertiefungen und Vorsprünge, was ihnen ein ganz charakteristisches Aussehen verleiht. Jedoch treten sie auch manchmal als lange, schmale Kerne mit glatter Oberfläche auf, ähnlich wie sie von Strauss für *Orchomenopsis Rossi* und *Eusirus longipes* abgebildet werden (Strauss 1909, Taf. 1, Fig. 2 und 5).

Abb. 10. Füllzellkerne. Vergr. 1120.

Bei manchen Tieren fanden sich alle Füllzellkerne in ziemlich regelmäßiger Entfernung von der Membrana fenestrata, bei andern zeigten sie eine ganz unregelmäßige Anordnung in allen Höhen zwischen der Corneagenzellschicht und der Membrana fenestrata. Dieses verschiedene Verhalten der Kerne, sowohl was ihre Form wie auch ihre Anordnung betrifft, deutet vielleicht auf verschiedene physiologische Zustände innerhalb des Füllgewebes hin.

In bezug auf die Funktion dieser Zellen stehen sich die Ansichten von Strauss und Parker gegenüber. Strauss (1909, S. 17) gesteht ihnen nur die Rolle einer Füllsubstanz zu, während Parker sie für akzessorische Pigmentzellen hält (1891, S. 72).

2. Der proximale Abschnitt der Retina.

a) Die Kernschicht der Sehzellen.

Nachdem sich die Sehzellen oberhalb der Membrana fenestrata bis zu den Fadenabschnitten verschmälert haben, findet unterhalb der

Membran wieder eine starke Anschwellung der Sehzellen statt. Diese proximalen Zellabschnitte bilden eine zusammenhängende Schicht, die, da sie die Kerne der Sehzellen enthält, von Strauss als Kernschicht der Sehzellen bezeichnet wurde. Eine Anordnung der Sehzellen nach den einzelnen Retinulae ist hier im allgemeinen nicht mehr festzustellen.

Die Zellkerne sind meist rund oder länglich-rund, wobei ihre Längsachse häufig der Längsachse des Ommatidiums parallel gestellt ist. Die Sehzellkerne sind verhältnismäßig groß und chromatinarm, infolgedessen gewöhnlich von schwacher Färbbarkeit.

b) Degeneration von Sehzellkernen.

In einer meiner Serien zeigten alle Sehzellkerne eine etwas dunklere Färbung als durchschnittlich. Außerdem konnte ich in mehreren Sehzellen Kerne beobachten, deren Aussehen stark von den andern abwich, und die einen degenerierten Eindruck machten (Abb. 11). Bei Heidenhain-Eosinfärbung waren diese Kerne im extremsten Falle stark rötlich gefärbt und machten bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck vollkommen homogener Körper. Erst bei sorgfältiger Prüfung konnte ich schwache und undeutliche Reste von Chromatin feststellen. In der Ansicht, daß ich es mit entarteten Sehzellkernen zu tun hätte, wurde ich auch noch dadurch bestärkt, daß ich in derselben Serie Sehzellkerne fand, die den eben beschriebenen sehr ähnlich waren, aber infolge ihres etwas größeren Chromatingehaltes als Übergangsformen zu den andern Sehzellkernen dieser Serie anzusehen waren. In jedem Fall war die Kernmembran noch deutlich erhalten.

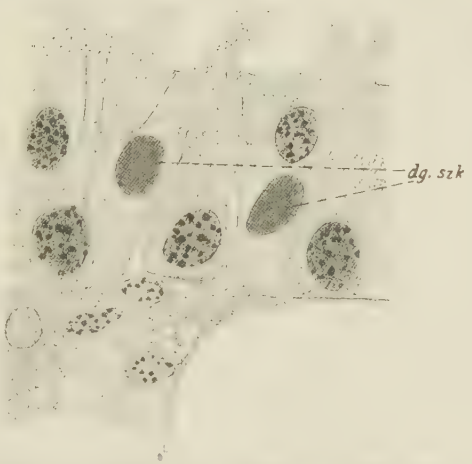

Abb. 11. Ein Stück aus der Kernschicht der Sehzellen mit zwei degenerierten Sehzellkernen (*dg. szk.*). Vergr. 1120.

Steele beschreibt (1907, S. 182) Degenerationsvorgänge an Kernen innerhalb des Auges: »Bei dem Auflösungsprozeß werden die Kerne zuerst größer und färben sich stärker. Später verschwindet der Kerninhalt, obwohl die Kernmembran noch einige Zeit länger bestehen

bleibt, aber oft verschrumpft und faltig wird.« Leider gibt Steele keine Abbildungen dieser Erscheinungen, so daß ich die Bilder mit meinen Präparaten hätte vergleichen können. Wenn ich trotzdem eine Parallele ziehen darf, so würden einige der von Steele beschriebenen Degenerationsmerkmale auch auf die in Frage stehenden Kerne zutreffen: erstens das Verschwinden des Kerninhaltes und zweitens das Bestehenbleiben der Kernmembran.

Bei den von Steele untersuchten Tieren ist die Degeneration der Gewebselemente des Auges die Folge einer experimentellen Verletzung des Auges. Bei dem von mir geschnittenen Tier vermag ich eine Ursache für die Degeneration der Sehzellkerne nicht anzugeben.

c) Innervierung der Sehzellen.

Proximal setzen sich die Sehzellen in eine Nervenfaser fort, die vom Ganglion opticum herkommt. Das Ganglion opticum liegt dem Auge dicht an; es wird von einer Schicht von Ganglienzellen umgeben, die in ihrem Aussehen und ihrer Struktur von den Ganglienzellen des Gehirns abweichen. Hanström (1923, S. 7) beschreibt sie bei den Crustaceen als kleine typische, mit Eisenhämatoxylin tief gefärbte specifische »Sehzellen« mit chromatinreichen Kernen. Gottlieb (1926, S. 205) erwähnt drei Typen von Ganglienzellen im Gehirn des Skorpions, wobei der zweite Typus den »spezifischen Sehzellen« von Hanström entsprechen würde. Sie beschreibt ihn folgendermaßen: »2. Ganglienzellen mit sehr wenig Plasma. Sie sind so plasmaarm, daß sie bloß aus dem Kern zu bestehen scheinen, der reich an Chromatin ist. Sie sind auch etwas kleiner als die vorhin erwähnten Ganglienzellen und zeichnen sich vor allem durch eine sehr intensive Färbung aus. Sie sind die am stärksten gefärbten Elemente der Ganglienzellrinde. . . . Der Umstand, daß diese Art von Zellen nur im Protocerebrum, dem Zentrum der optischen und allgemeinen psychischen Funktionen, nachzuweisen ist, läßt die Vermutung aufkommen, daß es sich um Elemente handelt, die bestimmten Funktionen dienen.«

Parker gibt an, daß die Nervenfaser als eine transparente Achse in den proximalen Teil der Retinulazelle eintritt und in dieser Weise bis zu einer Höhe verläuft, die etwa der Mitte des Rhabdoms entspricht. Im distalen Teil der Sehzelle soll sich die Nervenfaser in feine Fibrillen auflösen, die zum Rhabdom verlaufen. Es ist mir nie gelungen, in den Sehzellen die »transparente Achse« Parkers aufzufinden; sie wird auch von andern Autoren nicht erwähnt. Wohl fand ich auf Querschnitten öfter Vacuolen in den Sehzellen, die den von Parker gegebenen Ab-

bildungen der »transparenten Achse der Nervenfaser« entsprechen können. Ich möchte daher annehmen, daß Parker diese Vacuolen irrtümlich für Nervenfasern gehalten hat.

d) Die Ganglienzellen der Kernschicht.

Außer den Sehzellkernen und den sie umgebenden Zellabschnitten fand ich innerhalb der Kernschicht der Sehzellen noch andre Zellelemente, die scheinbar nur aus Kernen bestehen. Bei den von mir hauptsächlich angewandten Heidenhain-Eosinfärbungen ist der Kernsaft dieser Kerne bläulich gefärbt, im Gegensatz zu den Sehzellkernen, die einen mehr rötlichen Farbton zeigen. Außerdem sind diese Kerne sehr viel chromatinreicher als die Sehzellkerne und von einer viel intensiveren Färbbarkeit. Auch in der Größe zeigt sich ein Unterschied; die bläulich gefärbten Kerne sind immer kleiner als die Sehzellkerne.

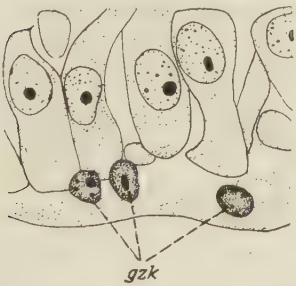

Abb. 12. Ein Stück aus der Kernschicht der Sehzellen mit drei Ganglienzellkernen (*gzk*) am Grunde der Retina. Vergr. 816.

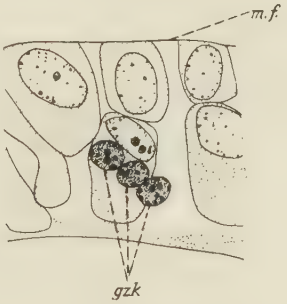

Abb. 13. Ein Stück aus der Kernschicht der Sehzellen mit einer Gruppe von drei Ganglienzellkernen (*gzk*) zwischen den Sehzellenden. *m.f.* Membrana fenestrata. Vergr. 816.

Bei einem Vergleich mit den übrigen Kernelementen bei *Gammarus pulex* zeigen sie in ihrem gesamten Aussehen und ihrer Struktur sehr große Ähnlichkeit mit den Ganglienzellkernen des Ganglion opticum. Hier wiederholen sich die Merkmale der intensiven Färbung, der bläulichen Tönung und des Chromatinreichtumes; auch die Größe ist übereinstimmend. Im Auge fand ich diese Kerne nur ganz selten von Plasma umhüllt, was nicht gegen ihre Natur als Ganglienzellkerne sprechen würde, denn auch bei den Ganglienzellkernen des Ganglion opticum konnte ich nur selten die umhüllende Plasmaschicht erkennen.

Diese Kerne liegen gewöhnlich am Grunde der Retina zwischen der Basalmembran des Auges und den proximalen Enden der Sehzellen vereinzelt oder in Gruppen zu mehreren beieinander (Abb. 12). Seltener trifft man sie, auch dann einzeln oder in Gruppen, zwischen den proxi-

malen Enden der Sehzellen (Abb. 13, 14, 15). Meist finden sie sich in diesem Fall in der unteren Hälfte der Kernschicht der Sehzellen (Abb. 13, 14), doch kann man sie zwischen den Sehzellenden bis zur Membrana fenestra hinauf auffinden (Abb. 15). Nie fand ich diese Kerne distal von der Membrana fenestra. Bei den Gruppen von Kernen, die am Grunde der Retina zwischen der Basalmembran und den proximalen Sehzellenden liegen, kann man manchmal einen Zusammenhang mit dem Ganglion opticum beobachten, und zwar folgendermaßen: auf kontinuierlich einander folgenden Schnitten sieht man, daß eine solche Kerngruppe erst innerhalb der Retina liegt und auch wie die anderen Elemente des Auges proximal von der Basalmembran abgeschlossen wird. Auf den folgenden Schnitten scheint sich dann die Basalmem-

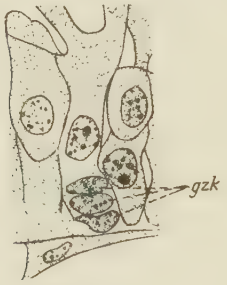

Abb. 14. Wie Abb. 13.

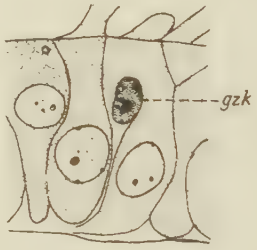

Abb. 15. Ein Ganglienzellkern (*gzk*) im oberen Teil der Kernschicht der Sehzellen. Vergr. 811.

bran zu teilen und diesen Kernkomplex zwischen sich zu beherbergen; auf weiteren Schnitten liegt dieser Kernhaufen dann auf der proximalen Seite der Basalmembran, wo er dann allmählich ins Ganglion opticum übergeht.

Die Ähnlichkeit der beschriebenen Kerne mit den Ganglienzellkernen und der Zusammenhang mancher dieser Kerngruppen mit dem Ganglion opticum bewogen mich, diese Kerne als Ganglienzellkerne anzusehen. Jedoch möchte ich darauf hinweisen, daß ich keine specifischen Nervenfärbungen angewandt habe, weil diese bei der angewandten Konservierung nicht auszuführen waren. Dadurch würde natürlich erst der endgültige Beweis für die Natur dieser Kerne erbracht werden können. Das wäre auch der Weg, um die wahrscheinlich vorhandenen nervösen Fortsätze festzustellen und ebenfalls, die Beziehungen dieser »Ganglienzellkerne« zu den Sehzellen und ihre Bedeutung für das Auge zu ergründen. In der Literatur fand ich keinen Hinweis auf ähnliche im Auge vorhandene Kernelemente.

III. Nebenbestandteile des Auges.

1. Die Augenkapsel.

Die Augenkapsel umgibt als eine feine Lamelle das ganze Auge. Im distalen Teil tritt eine Verschmelzung dieser Lamelle mit der Basalmembran der Hypodermis ein, wie ich schon erwähnte; im proximalen Teil des Auges wird diese Lamelle gewöhnlich als Basalmembran des Auges bezeichnet. Die Nervenfasern, die von der Retina zum Ganglion opticum verlaufen, durchbrechen die Basalmembran. Ebensowenig wie Carrière, Parker und Strauss, die damit im Gegensatz zu Della Valle stehen, habe ich Kerne in der Augenkapsel gefunden.

2. Die Membrana fenestrata.

Die vorher bereits erwähnte »gefensterte Membran« bildet eine Grenzschicht zwischen der Kernschicht der Sehzellen und ihren distalen Enden. Sowohl Della Valle wie Carrière geben an, daß sie sich aus Bindegewebszellen aufbaut. Auch hier möchte ich die ebenfalls von Strauss vertretene Feststellung Parkers bestätigen, der keine Kerne in der Membrana fenestrata findet und sie wie die Augenkapsel für ein cuticulares Gebilde hält.

B. Zur Entwicklung des Auges.

Abgesehen von einer Arbeit von Pereyaslawzewa (1888) liegen keine Angaben über die Augenentwicklung bei *Gammarus* vor. Pereyaslawzewa hat sich mit der Entwicklung von *Gammarus poecilurus* befaßt und berührt in diesem Zusammenhang auch die Augenentwicklung. Nach ihrer Beschreibung entstehen die Augen als ectodermale Verdickungen. Die äußere Ectodermschicht soll sich in pyramidenförmige Zellen umwandeln, deren Basis nach außen und deren Spitze nach innen gekehrt ist. Jede Pyramide enthält einen Krystallkegel und feines Pigment. Nach Pereyaslawzewa verschwindet der Kern dieser Zellen oder wandelt sich vielleicht in den Krystallkegel um; das Protoplasma der Zellen ist wegen der Menge des Pigmentes nicht zu sehen. Die unteren Zellschichten der ectodermalen Augenanlage ordnen sich in zwei Reihen an. Die pyramidenförmigen Zellen berühren mit ihrer Spitze je eine Zelle der äußeren Zellreihe. Die innere Zellreihe der proximalen Zellschicht liegt dem Gehirn benachbart.

Aus dieser Beschreibung ist ersichtlich, daß Pereyaslawzewa keine klare Vorstellung vom Bau des Ommatidiums bei *Gammarus* hatte. Der äußere Teil des Ommatidiums, der sich distal von der Membrana fenestrata befindet, entsteht nach ihrer Schilderung aus einer einzigen

Zelle, die Pigment und einen Krystallkegel enthält. Der Krystallkegel soll sich vielleicht durch Umwandlung des Kernes bilden. Rhabdome erwähnt Pereyaslawzewa nicht. Die proximal liegende Spitze der distalen Zelle berührt eine Zellschicht, die der Kernschicht der Sehzellen entsprechen würde. Nach Pereyaslawzewa besteht aber diese Schicht aus zwei gesonderten Zellreihen, wovon die äußere dem Auge, die innere dem Gehirn benachbart liegen würde. In Wirklichkeit ist aber die Kernschicht der Sehzellen bekanntlich nur einschichtig.

I. Äußeres Sichtbarwerden der Augenanlagen.

Zaddach (1857) gibt an, daß die Augen bei den jungen Tieren von *Gammarus locusta* nur wenige Krystallkegel enthalten, in einem Fall beobachtete er z. B. nur fünf Kegel. Nach P. Mayer (1878) zeigt das Auge bei den noch in der Bruttasche befindlichen Jungen der Caprellinen sieben Krystallkegel; diese Zahl soll sich auch bei jungen Gammarinen wiederfinden. Nach Sars (1867) werden die Augen zuerst in Gestalt einiger kleiner rötlicher Punkte sichtbar; diese Angabe bezieht sich auf *Gammarus neglectus* Lilljeborg.

Zu einer Zeit, wo bei den Embryonen von *Gammarus pulex* schon eine ziemlich weitgehende Differenzierung der Gliedmaßen erfolgt ist,

Abb. 16. Äußerlich sichtbare Augenanlage von einem Embryo des Stadiums B. Vergr. 496.

Abb. 17. Äußerlich sichtbare Augenanlage von einem Embryo des Stadiums C. Vergr. 248.

bilden sich zwischen den Wurzeln der oberen und unteren Antennen zwei bis drei unscharf begrenzte Komplexe von feinen roten Pünktchen oder Tröpfchen. Wir haben damit das Anfangsstadium der Pigmentablagerung in den Ommatidien vor uns. Diese Komplexe gehen allmählich in drei deutliche rote Punkte von unregelmäßiger Begrenzung über (Abb. 16). Während sich dieser Übergang vollzieht, treten ein bis zwei der eben beschriebenen Komplexe auf, die sich dann mit der Zeit durch vermehrte Pigmentablagerung wieder in die deutlichen roten Punkte verwandeln (Abb. 17). In dieser Weise schreitet die Pigmentbildung in der Augenanlage weiter fort; es werden also immer mehr rote Punkte, die wir als embryonale Ommatidien anzusprechen haben, sichtbar. Man kann hier leicht die zahlenmäßigen Übergänge verfolgen.

Embryonen, die kurz vor dem Verlassen der Eihülle stehen, zeigen etwa sieben deutliche Ommatidien, bei denen man an der zipfligen Ausgestaltung des Randes auch schon ihre Zusammensetzung aus fünf Sehzellen erkennen kann (Abb. 18). Außerdem fallen in der Mitte jedes Ommatidiums zwei kleine stark lichtbrechende Körperchen auf, die ein frühes Stadium der beiden zu einem Krystallkegel gehörigen Hälften darstellen (Abb. 16, 17, 18). Außer den sieben Ommatidien zeigen die Embryonen dieses Alters noch etwa fünf undeutlichere Komplexe, in denen Differenzierung und Pigmentablagerung noch nicht so weit fortgeschritten sind (Abb. 18). Die Zahl der pigmentierten Ommatidien vermehrt sich bei den jungen, aus der Eihülle ausgeschlüpften Tieren,

Abb. 18. Äußerlich sichtbare Augenanlage eines Embryos, der sich kurz vor dem Verlassen der Eihülle befindet. Vergr. 414.

Abb. 19. Auge eines jungen *Gammarus pulex* mit 17 Ommatidien. Vergr. 496.

die aber noch im Brutsack sind, bis auf ungefähr zwölf. Etwa in diesem Stadium verlassen dann die jungen Tiere den Brutraum. Auch weiterhin findet noch eine Vermehrung der Ommatidien statt (Abb. 19).

Bei erwachsenen Tieren finden sich nach Zaddach bei *Gammarus locusta* etwa 57 Ommatidien, bei *Gammarus neglectus* nach Sars etwa 30—40. Carrière gibt für *Gammarus pulex* an, daß sich im Längsdurchmesser des Auges 13, im Querdurchmesser 9 Ommatidien befinden. Strauss weist auf die außerordentliche Variabilität des Gammaridenauges nach den verschiedenen Altersstufen seiner Träger hin, die er besonders an *Orchomenopsis Rossi* beobachten konnte. Weiterhin sagt Strauss: »Die Gammariden gehören ja zu den Tieren, welche ihr ganzes Leben hindurch weiterwachsen. Der Zunahme des Alters proportional vergrößert sich das Auge durch Vermehrung seiner Einzelaugen.«

Also darf man bei Zählungen, die man an den Augen erwachsener Tiere vornimmt, von vornherein nicht erwarten, eine konstante Ommatidienzahl vorzufinden, da man hier immer Tiere verschiedener Alters-

stufen und damit verschiedener Größe vor sich haben wird. Ich zählte die Krystallkegel an entpigmentierten Totalpräparaten der Augen und fand, wie zu erwarten war, weitgehende Unterschiede in der Zahl. In einer Tabelle gebe ich die Zählungsergebnisse an den Augen von zehn Tieren.

	Anzahl der Krystallkegel	
1.	77	66+11
2.	76	68+ 8
3.	66	63+ 3
4.	56	50+ 6
5.	75	69+ 6
6.	64	64
7.	74	74
8.	82	82
9.	69	69
10.	70	67+ 3

Bei diesen Tieren betrug die geringste Ommatidienzahl 56, die höchste 82. Im Mittel entfallen also auf jedes Tier etwa 71 Ommatidien. Die wandständigen Krystallkegel liegen meist in zwei bis drei Schichten übereinander. Um bei der Zählung ganz sicher zu gehen, nahm ich die Kegel erst mit dem Zeichenapparat auf und nahm dann an der Zeichnung die Zählung vor.

Bei einigen Tieren, deren Krystallkegel ich zählte, waren die Kegel untereinander etwa gleichgroß, bei andern Tieren lagen am Augenrande auch erheblich kleinere Kegel, ein Zeichen dafür, daß die Ommatidien, denen diese Kegel angehörten, noch jünger waren und in ihrer Differenzierung noch nicht den endgültigen Zustand erreicht hatten. In der Tabelle habe ich in der ersten Spalte die volle Ommatidienzahl eingesetzt, in der zweiten Spalte habe ich angegeben, wie sich diese Zahl aus großen und kleineren Kegeln zusammensetzt. Die noch in Bildung begriffenen Kegel fanden sich meist am vorderen, eingebuchteten Augenrand.

Das Pigment, das anfangs in Gestalt kleiner, hellrötlicher Tröpfchen auftritt, verdichtet sich immer mehr und wird allmählich dunkelrot. Bis zum Ausschlüpfen der Jungen aus dem Brutraum behält es aber seine rote Farbe bei; erst dann wandelt es sich in schwarzes Pigment um. Das rote Pigment der Embryonen wird bei der Konservierung immer vernichtet, so daß auf Schnittserien die Ommatidien unpigmentiert erscheinen. Eine Untersuchung über die Herkunft des Pigmentes war aus diesem Grunde nicht möglich.

II. Erste Anlage des zusammengesetzten Auges bei Krebsen und Insekten nach der Literatur.

Meine histologischen Untersuchungen über die Entwicklung des Auges bei *Gammarus* beginnen in einem Stadium, das sich kurz vor der Augenpigmentbildung befindet, also ungefähr in dem Stadium der Ommatidiendifferenzierung. Leider mangelte es mir an Zeit, um auch noch auf die früheren Stadien der Augenentwicklung bei *Gammarus* einzugehen. Zur Ergänzung möchte ich daher, ehe ich mit der Darstellung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse beginne, kurz auf die ersten Stadien der Augenentwicklung, soweit sie mir aus der Literatur bekannt sind, zu sprechen kommen.

Nach Kingsley (1887) ist die Augenanlage bei *Crangon* zuerst eine einschichtige Ectodermverdickung. In der Mitte der Augenanlage erfolgt eine Einstülpung, die sich später nach dem Verwachsen ihrer Ränder als Blase von der äußeren Zellschicht absondert. Da die Blase sich stark abflacht, kann man in der Augenanlage jetzt drei übereinanderliegende Zellschichten unterscheiden, nämlich die äußere Ectodermschicht, die distale und die proximale Wand der Blase. Nach Kingsley wird die äußere Schicht zur Corneagenzellschicht, die distale Blasenwand zur Retina und die proximale Blasenwand zum Ganglion opticum.

Auch beim Flußkrebs entsteht die erste Augenanlage nach Reichenbach (1888) als ectodermale Zellschicht. Ein Teil der Zellen behält seine ursprüngliche Lage bei und wandelt sich später in Corneagen-, Krystallkegel- und Pigmentzellen um, ein andrer Teil wird eingestülpt, von der Oberfläche abgeschnürt und wandelt sich zunächst in ein solides Zellenhäufchen um. Aus diesem entsteht später eine Falte, deren äußere Wand der Schicht der Krystallkegelzellen zugekehrt ist, und deren innere Wand dem Ganglion opticum benachbart liegt. Aus der äußeren Wand der Augenfalte entstehen die Retinulazellen und die Rhabdome; die Innenwand der Augenfalte tritt mit dem Ganglion opticum in feste Verbindung. Auch das Ganglion opticum entsteht als ectodermale Verdickung.

Herrick (1889) beschreibt die erste Augenanlage von *Alpheus* ebenfalls als eine einzellige Ectodermschicht. Die Verdickung der Augenanlage erfolgt hauptsächlich durch Emigration und Delamination, wahrscheinlich aber auch durch Anlagerung von aus dem Dotter stammenden Zellen. Durch die Bildung einer Membran wird die Augenanlage in zwei Teile geschieden; der äußere wird zur Retina, der innere zum Ganglion opticum.

Auch nach Parker (1890) entstehen die Augen des Hummers als eine Verdickung des Ectoderms. Aus dieser Ectodermverdickung differenzieren sich sowohl Ganglion opticum wie Retina heraus; beide werden durch eine Membran voneinander geschieden.

Moroff (1912) untersucht die Augenentwicklung bei *Palaemon* und *Artemia*. Das Auge tritt bei beiden Tieren anfänglich als eine stärkere Verdickung des Epithels am Kopfteil der Embryonen auf. Durch Zellteilung erfolgt weitere Verdickung der Augenanlagen. Das Ganglion opticum entsteht hier nicht aus dem Gewebe der Augenanlage, sondern schiebt sich bei *Palaemon* als zapfenförmige Wucherung des Gehirns unter die Augenanlage und entsteht bei *Artemia* durch spätere Absonderung aus der anfangs einheitlichen Ganglienzellmasse des Gehirns. In beiden Fällen ist also das Ganglion opticum cerebraler Herkunft.

Nach Johansen (1893) gehen bei *Vanessa urticae* die Ommatidien aus der einschichtigen Epidermis der Larve hervor.

Für das zusammengesetzte Auge von *Dermestes vulpinus* gibt Kirchhoffer (1910) an: »Die Imaginalscheibe des Komplexauges oder Augenanlage befindet sich im Verbande der Hypodermis, stellt also einen Teil derselben dar und unterscheidet sich von dieser nur durch längere Zellen.« Nach Kirchhoffer werden Auge und Ganglion getrennt voneinander angelegt und treten erst im Verlaufe der Entwicklung miteinander in Verbindung.

Nach allen Autoren entsteht die Augenanlage als eine einschichtige Ectodermverdickung. Die weitere Entwicklung erfolgt nach einigen der Autoren durch Verdickung der Augenanlage, nach anderen durch Invagination und Bildung einer Blase.

Nach Herrick herrscht eine Überschätzung der Bedeutung einer ectodermalen Invagination. Er hält es für unwahrscheinlich, daß die Zellen zur Zeit der Einstülpung schon differenziert sind. Die Bedeutung einer ectodermalen Einstülpung sieht er darin, möglichst rasch eine große Anzahl von Zellen unter die Oberfläche zu schaffen.

Auch Johansen (1893) vertritt eine ähnliche Ansicht: »Um die Bildung dieser Ommatidien schneller zustande kommen zu lassen, erscheint besonders bei den höheren Formen der Branchiaten die Bildung der Invagination eingetreten zu sein, die ja immer der Ausdruck einer abgekürzten Entwicklungsweise ist, wie schon die Gastrula durch Invagination als Abkürzung der Gastrula durch polare Einwucherung anzusehen ist.«

Nach der Auffassung dieser beiden Autoren ist es also sehr wohl möglich, daß die zusammengesetzten Augen zum Teil durch Invagina-

tionsprozesse, zum Teil als ectodermale Zellverdickungen ohne irgendwelche Einstülpungen entstehen, ohne daß man zwischen diesen beiden Arten der Entwicklung einen prinzipiellen Unterschied aufzubauen hätte.

III. Histologische Untersuchungen.

Auch für *Gammarus* wird angegeben (Pereyaslawzewa 1888), daß hier die erste Augenanlage als ectodermale Zellverdickung auftritt. Durch allmähliche Zellvermehrung wird dann das Stadium erreicht, in dem meine Untersuchungen einsetzen. Der Einfachheit halber werde ich alle von mir untersuchten Stadien nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge in der Entwicklung als Stadium A, B, C usw. bezeichnen.

1. Stadium A.

Beim ersten Stadium (Stadium A) handelt es sich, wie ich schon früher erwähnte, um Embryonen, die kurz vor der Bildung des Augenpigmentes stehen. Auf Querschnitten durch diese Embryonen zeigt sich, daß die Augenanlagen als zwei seitliche Verdickungen des Ectoderms auftreten, die in ihrem Mittelpunkt aus etwa vier bis fünf Zellschichten bestehen. Obwohl die Augenanlagen sich in engem Verband mit der Ganglienzellmasse des Gehirns befinden, kann man zwischen beiden doch immer eine deutliche Abgrenzung erkennen. Es scheint, daß auch in diesem Stadium schon eine Zellgruppierung innerhalb der Retina eingetreten ist. Jedenfalls kann man schon eine proximale Anordnung der Sehzellen erkennen.

2. Stadium B.

Deutlich tritt sie auf dem nächsten Stadium, Stadium B, hervor (Abb. 20, 21), das nicht viel älter sein dürfte als das eben beschriebene, sich von ihm aber durch die erste Pigmentablagerung in den Ommatidien unterscheidet. Die Ectodermverdickung der Augenanlage weist hier auf Querschnitten durch den Embryo etwa zwei bis drei Zellgruppen auf (Abb. 20), die je einem embryonalen Ommatidium angehören. An den Rändern der Augenanlagen befinden sich lange und große Zellen, bei denen noch keine Differenzierung eingetreten ist (Abb. 20), und die vor ihrem Eintritt in ein Ommatidium wahrscheinlich noch Teilungen durchmachen müssen. An diese langgestreckten Zellen mit ihren längsovalen Kernen schließt sich das Ectoderm an, das auf dem abgebildeten Schnitt (Abb. 20) im Anschluß an die großen Zellen noch dreischichtig ist, allmählich aber in die Einschichtigkeit übergeht.

In den Ommatidien dieses Stadiums fällt vor allem die Sonderung einer proximalen Zellgruppe von einer distal liegenden auf (Abb. 20,

21). In der proximalen Zellgruppe, die relativ plasmareich ist, konnte ich an mehreren Schnitten mit Sicherheit fünf Zellkerne nachweisen (Abb. 20). Auf dem abgebildeten Einzelommatidium sind im Schnitt

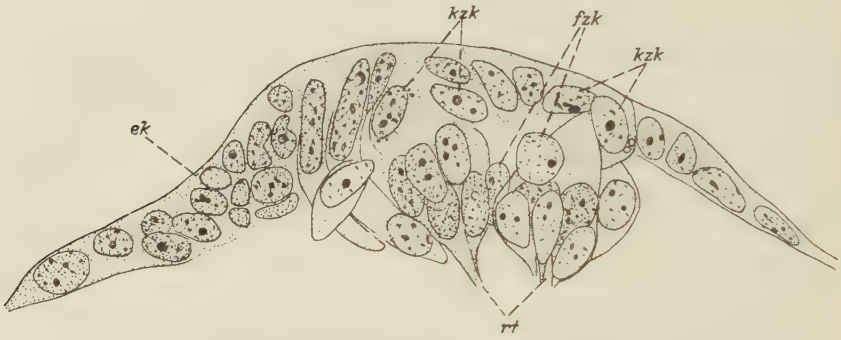

Abb. 20. Längsschnitt durch eine Augenanlage im Stadium B mit zwei embryonalen Ommatidien. *ek* Ectoderm, *kzk* Krystallzellkern, *fzk* Füllzellkern, *rt* Retinula. Vergr. 1120.

nur zwei Kerne getroffen (Abb. 21). Diese Zellgruppe mit den fünf Kernen stellt die embryonale Retinula dar. Zellgrenzen waren auf einigen meiner Schnitte nicht vorhanden, auf anderen nur im unteren Teil sichtbar. Die Plasmamasse der Retinula erscheint proximal und distal zugespitzt; in dem dazwischen liegenden Teil ist sie ausgebaucht, und zwar besonders in der Region der Sehzellkerne (Abb. 20, 21). Proximal gehen die Sehzellen in die Nervenfasern über (Abb. 20). Leider war in meinen Präparaten die Verbindung der Nervenfasern mit dem Ganglion opticum unterbrochen, infolge von durch die Konservierung hervorgerufenen Schrumpfungen.

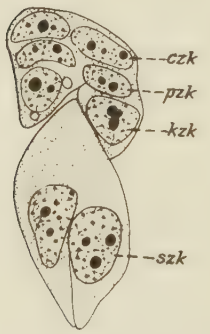

Abb. 21. Längsschnitt durch ein embryonales Ommatidium (Stadium B). *czk* Corneagenzellkern, *pzk* Pigmentzellkern, *kzk* Krystallzellkern, *szk* Sehzellkern. Vergr. 1312.

Die distale Spitze der Plasmamasse der Sehzellen schiebt sich zwischen zwei Zellen ein, von denen sie kappenförmig bedeckt wird (Abb. 20, 21). Da in diesen Zellen die Secretion der Krystallkegelsubstanz vor sich geht, haben wir es hier mit den Krystallkegelzellen zu tun. Über diesen Zellen liegen dann noch ein bis zwei Paar anderer Zellen mit ihren Kernen (Abb. 20, 21), wovon die distal gelegenen wohl die späteren Corneagenzellen und die darunter liegenden die Pigmentzellen repräsentieren dürften. Auf dem abgebildeten Totalbild der Augenanlage besteht der distale Zellkomplex des einen Ommatidiums nur aus zwei Zellschichten, bei dem andern Ommatidium sogar nur

aus einer Zellschicht. Da sich in den nächsten Stadien gewöhnlich die auf dem Einzelommatidium dargestellten drei Zellschichten im distalen Teil des Ommatidiums vorfinden (Abb. 21, 33), hat man Grund zu der Annahme, daß die Differenzierung im distalen Teil des Ommatidiums etwas später erfolgt.

Leider gelang es mir auch in diesen embryonalen Stadien nicht, Aufschluß über die Zahl der Pigmentzellen zu erhalten; auf Längsschnitten durch das Ommatidium (Abb. 21) traf ich meist nur zwei dieser Zellen an, und auf Querschnitten konnte ich sie nicht mit Sicherheit identifizieren. Dagegen waren Querschnitte durch die fünf Sehzellkerne mit Leichtigkeit aufzufinden (Abb. 22). Auf diesem Stadium scheint noch vollkommene Gleichheit zwischen den fünf Sehzellen zu herrschen.

Abb. 22. Querschnitte durch zwei Retinulae in der Region der fünf Sehzellkerne. (Stadium B.) Vergr. 1312.

Sehr bemerkenswert ist die Lage der Sehzellen und Pigmentzellen zueinander (Abb. 21). Während sie später als vollkommen einheitliche Gebilde auftreten, die scheinbar ohne Zellgrenze ineinander übergehen, und wo es nur mit Schwierigkeit gelingt, hin und wieder in den Pigmentzellen einen Kern nachzuweisen, werden beide Zellarten vollkommen getrennt voneinander angelegt. Es muß sich also eine Wanderung oder ein Wachstum in proximaler Richtung bei den Pigmentzellen vollziehen, da sie später den Krystallkegel scheidenförmig umgreifen und mit den Retinulazellen in Verbindung treten (Abb. 36, 37).

Zwischen den einzelnen Ommatidien liegen noch andere Zellen ectodermaler Abkunft (Abb. 20, *fzk*), die entweder aus dem Verbande der äußeren Ectodermschicht in die Tiefe gerückt sind, worauf die spitze Form dieser Zellen hinweisen würde, oder die aus Teilungen der äußeren Ectodermzellen in Ebenen parallel zur Oberfläche hervorgegangen sind. Diese Zellen sind die »Füllzellen« von Strauss.

3. Stadium C.

Während bei dem eben beschriebenen Stadium B äußerlich etwa drei Ommatidien pigmentiert erschienen, zeigt das nächstuntersuchte Stadium C durchschnittlich fünf pigmentierte Ommatidien. Nur die Abbildung des Längsschnittes durch die Sehzellen (Abb. 23) ist von einem etwas älteren Stadium genommen, das äußerlich acht pigmentierte Ommatidien aufwies, da mir von dem jüngeren Stadium gute Längsschnitte fehlten. Jedoch bestehen zwischen diesen beiden Stadien keine

wesentlichen Unterschiede, so daß ich die Abbildung auch zur Erläuterung des vorliegenden Stadiums verwenden kann.

Die ganze Augenanlage hat sich wesentlich vergrößert; ihre einzelnen Bestandteile haben eine Umgestaltung erfahren. Die distalen Zellgruppen und die proximalen Gruppen der Sehzellen sind weiter auseinandergerückt, da sich das Plasma der Sehzellen besonders in ihrer Längsachse sehr vermehrt hat (Abb. 23). Die Zellgrenzen der Sehzellen treten jetzt deutlich hervor, wie Längs- und Querschnitte zeigen (Abb. 23, 24). Das Plasma der Sehzellen weist eine feine Granulierung auf (Abb. 23), ein Hinweis auf die Ablagerung des Pigmentes, soweit es nicht durch die Konservierung zerstört ist. Zwischen den Sehzellen erkennt man auf dem abgebildeten Schnitt eine unpigmentierte Plasmaschicht (Abb. 23), die den Zellkörper einer Füllzelle darstellt.

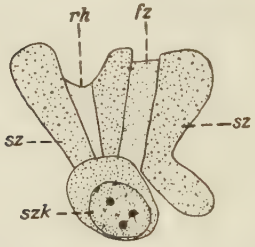

Abb. 23. Längsschnitt durch eine Retinula des Stadiums C mit benachbarter Füllzelle (*fz*) und Sehzelle (*sz*). *szk* Sehzellkern, *rh* Rhabdom. Vergr. 1312.

Abb. 24a. Etwas schräger Retinulaquerschnitt mit beginnender Rhabdombildung. (Stadium C.) Vergr. 1312. Abb. 24b. Retinulaquerschnitt in Höhe des Rhabdoms. (Stadium C.) Vergr. 1312.

Aus den Querschnitten durch die Retinula ersieht man, daß eine der fünf Sehzellen schon eine leichte Tendenz zeigt, in der Größe etwas hinter den anderen zurückzubleiben (Abb. 24). Im Centrum der Sehzellen ist auf diesem Stadium zum erstenmal das Rhabdom zu erkennen (Abb. 24, *rh*), das sich durch seine entweder etwas heller oder etwas dunkler gefärbte Substanz von dem Plasma der Sehzellen abhebt. Gegenüber dem Sehzellplasma, das eine feine Pigmentierung aufweist, erscheint die Substanz des Rhabdoms sehr homogen (Abb. 23).

Über die Entstehung des Rhabdoms kann ich mit Sicherheit nichts aussagen. Auf dem einen der beiden abgebildeten Retinulaquerschnitte (Abb. 24a) ist zwar das Rhabdom noch nicht zu erkennen, doch tritt im Centrum der Sehzellen eine feingranulierte Masse auf. Ob es sich hier um Abscheidungs- oder Umwandlungsprodukte der Sehzellen handelt, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Autoren stehen ja, was die Bildung des Rhabdoms anbelangt, überhaupt nicht auf einem einheit-

lichen Standpunkt. Parker (1890) vermag ebenso wie ich nur die erfolgte Bildung des Rhabdoms beim Hummer zu konstatieren. Nach Herrick (1889) ist das Rhabdom bei *Alpheus* der innere solide Kegel der Retinulazellen, der ein Produkt der Retinulazellen ist. Herrick berührt die Frage nicht, ob er das Rhabdom für ein Abscheidungs- oder Umwandlungsprodukt der Sehzellen hält. Diese Frage dürfte auch manchmal nicht ganz leicht zu entscheiden sein. Nach Phillips (1905) und Johansen (1893) entsteht das Rhabdom durch Umwandlung aus dem Plasma der Sehzellen. Kirchhoffer (1910) gibt für *Dermestes vulpinus* an, daß das Rhabdom von den inneren Wandungen der Retinula als central gelegener, sich schwarz färbender Stab, an welchem eine Struktur nicht zu erkennen war, ausgeschieden wird. Nach Moroff (1912) werden die Rhabdome sowohl bei *Arthemia* als auch bei *Palaemon* als eine stärkere Verdichtung des Plasmas angelegt.

Kirchhoffer hält also das Rhabdom für eine Abscheidung der Sehzellen, während Phillips, Johansen und Moroff die Entstehung der Rhabdome auf eine Umwandlung des Plasmas zurückführen. Immerhin wären wohl die Unterschiede, die sich hier in der Bildung der Rhabdome durch Plasmaumwandlung einerseits und durch Plasmaabscheidung anderseits kundtun, nicht allzu grundlegend, wenn man dem die Hessesche Anschauung über die Entstehung der Rhabdome gegenüberstellt. Nach Hesse (1901) entstehen die Rhabdome aus verschmolzenen Stiftchensäumen, die aus den verdickten Enden der die Sehzellen durchziehenden Neurofibrillen bestehen. Für eine derartige Anschauung vermochte ich in meinen Präparaten nirgends einen Anhaltspunkt zu gewinnen.

Die Krystallkegelsecretion ist in diesem Stadium schon wesentlich weiter vorgeschritten (Abb. 27). Die einzelnen Krystallkegelsegmente sind etwa kugelförmig und sind zum Teil beinahe ebenso groß wie die Kerne ihrer Bildungszellen, von denen sie kappenförmig umfaßt werden. Die beiden Segmente, die später zu einem Kegel verschmelzen, liegen noch vollkommen getrennt voneinander in ihren Bildungszellen (Abb. 27).

4. Bildung des Krystallkegels.

Parker (1890) stellt beim jungen Hummer von 1 Zoll Länge die bereits erfolgte Bildung des Krystallkegels fest, ohne die Frage seiner Herkunft zu berühren. Auch Herrick (1889) sagt nichts über die Entstehung des Kegels von *Alpheus*. Nach Kingsley (1889) entstehen die Krystallkegel bei *Crangon* durch Umwandlung des Plasmas. Nach Kirchhoffer (1910) befindet sich bei *Hydrous* in jeder Semperschen

Zelle ein Kügelchen krystalliner Substanz. Die Klümpchen wachsen, bis die Semperschen Zellen, die ihre Gestalt entsprechend ändern, vollständig von der Krystallsubstanz ausgefüllt sind, d. h. die Krystallkegel gebildet sind. Ähnlich wie Kirchhoffer (1910) für *Hydrous* beschreibt auch Johansen (1893) die Krystallkegelentwicklung für *Vanessa urticae*. Kirchhoffer selbst sagt, daß seine Ergebnisse vollständig mit denen von Johansen übereinstimmten. Lang (1900) gibt an: »Jeder Krystallkegel besteht und entsteht aus mehreren Zellen dadurch, daß der Leib jeder Zelle sich (meist bis auf einen geringen Rest) in einen Körper von krystallartiger Transparenz verwandelt und diese Krystallkörper sich zu einem kurzen kugeligen bis langen stabförmigen Kegel aneinanderlegen. Nach Kingsley, Lang, Kirchhoffer und Johansen erfolgt also die Bildung des Krystallkegels durch Umwandlung des Plasmas seiner Mutterzellen. Nach Phillips (1905) entstehen die Krystallkegel bei der Honigbiene durch Zusammenfluß von Vacuolen in den Krystallkegelzellen.

Eine andre Bildungsweise gibt Moroff (1911) für den Krystallkegel von *Artemia* an: »In der Mitte der Krystallkegel, die vorerst nur aus den vier Krystallkegelkernen bestehen, treten Vacuolen auf, die die Kerne in einen vorderen größeren Teil und einen inneren kleineren Teil trennen. Diese Vacuolen vereinigen sich miteinander und bilden eine einzige Vacuole, die die Grundlage für den Krystallkörper darstellt. Der Krystallkörper erlangt bald eine eiförmige Gestalt; er ist außen von den Resten der Kerne umgrenzt, die ihm kappenförmig aufsitzen.« Nach dieser Moroffschen Darstellung muß man also annehmen, daß der Krystallkegel direkt aus den Kernen entsteht.

Nach Grenacher (1879, S. 118) entstehen bei *Mysis* die Krystallkegel in ihren Mutterzellen als kugliges, aus zwei Hälften bestehendes Tröpfchen. In den Augen von noch jüngeren Embryonen bildet jede Hälfte eine Kugel für sich, und diese ist von der Berührungsfläche der zwei Zellen, in denen sie entstehen, mehr abgerückt ins Innere; die gegenseitige Annäherung und Berührung unter gegenseitiger Abplattung ist erst ein Resultat der Entwicklung. Strauss (1909) schließt sich hinsichtlich der Entstehung der Krystallkegel ganz der Grenacherschen Darstellung an, der wohl auch die von Kirchhoffer und Johansen gegebene Schilderung entsprechen dürfte.

Zunächst dachte auch ich, bei *Gammarus pulex* eine Bestätigung für die eben geschilderte Entstehungsweise der Krystallkegel zu finden. Ich fand nämlich häufig etwa kugelförmige Krystallkegel, bei denen bei entsprechender Schnittführung immer die Zusammensetzung aus zwei

Hälften zu erkennen war (Abb. 28, 33). Abb. 28 zeigt einen Querschnitt durch den proximalen Teil eines Kegels vom Stadium F. Man erkennt die beiden aneinander abgeflachten Kegelhälften, die von den fünf Pigmentzellen umgeben sind. Bei etwas jüngeren Tieren fanden sich auch die beiden Kegelhälften noch als getrennte kleine Kugeln vor (Abb. 26f, 27), wovon jede in ihrer Bildungszelle lag (Abb. 27).

Außerdem waren aber auch noch andere Schnittbilder anzutreffen. Hier fanden sich in jeder Semperschen Zelle nicht nur ein, sondern mehrere Secretkügelchen oder -tröpfchen (Abb. 25, 26). Diese waren auch nicht immer kugelförmig, sondern wiesen manchmal unregelmäßigere Gestalt auf (Abb. 25c, 26c und e). Zunächst war ich nicht sicher,

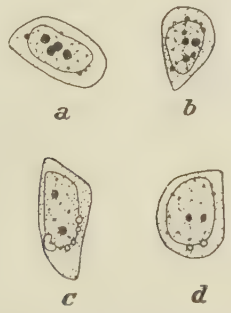

Abb. 25. Beginn der Krystallkegelsecretion; vier einzelne Krystallkegelzellen mit ihren Kernen und kleinen Secrettröpfchen an der Peripherie der Kerne. *a* und *b* von Stadium B. *c* und *d* von Stadium C. Vergr. 1312.

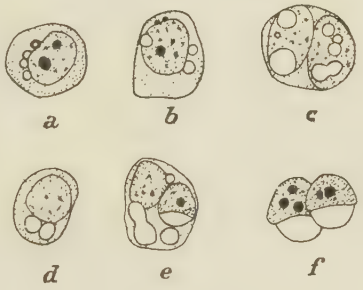

Abb. 26. Weitere Stadien der Krystallkegelsecretion. *a* und *b* von Stadium B; *c* und *d* von Stadium C; e von Stadium D; f von Stadium E. Vergr. a, b, c, d, f 1312; e 1120.

ob es sich hier vielleicht um künstliche, etwa bei der Konservierung entstandene Deformierungen des Krystallkegelsecretes oder um natürliche Mißbildungen handelte. Da aber das Auftreten mehrerer Secrettröpfchen in jeder Semperschen Zelle in jüngeren Stadien sehr häufig zu sehen war, ergab es sich, daß es sich hier um ein Stadium handelt, das entwicklungsgeschichtlich noch vor dem jüngsten von Grenacher beschriebenen Stadium liegt. Jede Krystallkegelhälfte entsteht also nicht einheitlich, sondern aus mehreren kleineren Secrettröpfchen.

Nun wurde es auch klar, was die scheinbaren Deformationen der Secretmasse zu bedeuten hatten. Es handelt sich hier um Secrettröpfchen, die im Begriff sind, sich miteinander zu vereinigen. Die anfänglich in Mehrzahl auftretenden Secrettröpfchen weisen verschiedene Größe auf. Es muß auffallen, daß sie meist in der Umgebung des Kernes anzutreffen sind (Abb. 25, 26), ja die ersten Stadien liegen als winzige Körnchen der Peripherie des Kernes an (Abb. 25, 26b). Bei Heiden-

HAIN-Hämatoxylinfärbung weisen die Secrettröpfchen eine blaue Färbung auf. In manchen Präparaten hatte es nun den Anschein, als ob solche Secrettröpfchen auch im Innern des Kernes auftauchten (Abb. 26 b, c); nach längerer und sehr sorgfältiger Prüfung mußte ich diesen Gedanken jedoch als unbegründet aufgeben, da Tröpfchen, die etwa ober- oder unterhalb des Kernes ihm sehr dicht anlagen, diese Täuschung verursacht hatten.

Daß aber die Secrettröpfchen an der Oberfläche des Kernes aufzutreten pflegen, deutet wohl darauf hin, daß der Kern bei der Bildung des Secretes nicht ohne Einfluß ist. Es handelt sich hier entweder um Umwandlung des Plasmas unter dem unmittelbaren Einfluß des Kernes oder aber vielleicht um Austritt von Substanzen aus dem Kern.

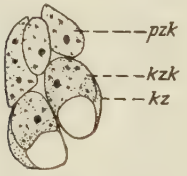

Abb. 27.

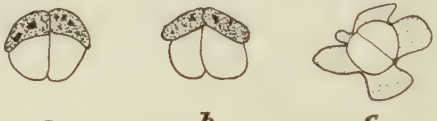

Abb. 28.

Abb. 27. Längsschnitt durch zwei zu einem Ommatidium gehörige Krystallkegelzellen (*kz*) mit ihren Kernen (*kzk*) und je einer Kegelhälfte. Über den Semperschen Kernen (*kzk*) drei Pigmentzellkerne (*pzk*). (Stadium C.) Vergr. 1312.

Abb. 28 a und b. Zwei Längsschnitte durch Krystallkegel mit Krystallzellkernen (Stadium E). c: Querschnitt durch einen Kristallkegel mit den fünf umgebenden Pigmentzellen. (Stadium F.) Vergr. 1120.

Am Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch einmal die Entstehung des Krystallkegels bei *Gammarus pulex* kurz zusammenfassen.

Im ersten Stadium der Secretbildung erscheinen an der Peripherie der SEMPERschen Kerne winzige Körnchen (Abb. 25), die vielleicht als Abscheidungsprodukte des Kernes zu betrachten sind. Diese Körnchen vergrößern sich allmählich zu kleinen Tröpfchen (Abb. 25 c, d, 26). Diese kleinen Tröpfchen fließen zu größeren zusammen, diese vereinigen sich wieder mit andern zu noch größeren Tropfen, und so entsteht schließlich durch die Vereinigung aller dieser Tropfen in jeder der beiden SEMPERschen Zellen eine kleine Secretkugel, die an ihrem einen Ende kappenförmig von dem SEMPERschen Kern umschlossen wird (Abb. 26 f, 27). Jede Secretkugel stellt die Hälfte des späteren Kegels dar. Durch allmähliche Vergrößerung stoßen die beiden Kugeln in ihrer Mitte zusammen und platten sich aneinander ab (Abb. 28, 33, 36). Nach und nach gehen sie in die Form des ausgebildeten Krystallkegels über, bei dem bekanntlich immer noch die beiden Kegelhälften und auch die distal aufsitzenden SEMPERschen Kerne zu erkennen sind.

5. Stadium D.

Embryonen, die kurz vor dem Verlassen der Eihülle stehen, lassen äußerlich etwa elf pigmentierte Ommatidien erkennen. Aus dem abgebildeten Schnitt (Abb. 29) geht hervor, daß das Auge wieder in un-

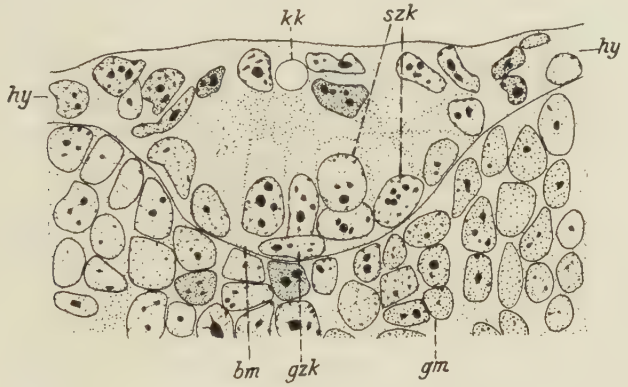

Abb. 29. Schnitt durch eine Augenanlage (Stadium D). *kk* Krystallkegel; *szk* Sehzellkerne; *hy* Hypodermis; *bm* Basalmembran; *gzk* Ganglienzellkern des Auges; *gm* Ganglienzellmasse des Gehirns. Vergr. 934.

mittelbarer Nachbarschaft der Gehirnganglienzellen liegt. Das Auge selbst erscheint noch vollkommen als eine Verbreiterung der Hypodermis (*hy*), besonders, da sich im distalen Teil des Auges die Corneagenzellschicht noch nicht abgesetzt hat. Eine eigentliche Augenkapsel ist infolgedessen auch noch nicht vorhanden, sondern die Membran, die das Auge vom Gehirn trennt, erscheint als eine direkte Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis (*bm*).

Distale Querschnitte durch die Sehzellen dieses Stadiums zeigen, daß eine der fünf Sehzellen jetzt bereits sehr stark im Wachstum hinter den andern zurückgeblieben ist (Abb. 30). Zwischen dem Rhabdom-

Abb. 30. Zwei Retinulaquerschnitte mit Rhabdom (Stadium D). Vergr. 1120.

Abb. 31. Zwei Retinulaquerschnitte in Höhe der Kernschicht der Sehzellen. Anordnung der Sehzellen zu je fünf. (Stadium D.) Vergr. 1120.

teil der Sehzellen und ihrer Kernschicht ist noch keine Abgrenzung aufgetreten. Die Membrana fenestrata ist also noch nicht entwickelt. In der Kernschicht der Sehzellen herrscht noch die gruppenweise An-

ordnung der Zellen zu je fünf, die dem Aufbau des Ommatidiums entspricht (Abb. 31). Die Kerne nehmen innerhalb der Kernschicht einen sehr großen Raum ein.

In der Abb. 29 fällt zwischen der Kernschicht der Sehzellen und der Basalmembran des Auges (*bm*) ein Kern (*gzk*) durch seine besondere Lage auf. Er liegt, wie die Ganglienzellen des ausgewachsenen Auges, am Grunde der Retina zwischen Sehzellkernen und Ganglienschicht des Gehirns. Seine Längsachse liegt der Basalmembran des Auges parallel. Er hat ungefähr die Länge eines Sehzellkernes, ist aber schmäler. Durch die Färbung unterscheidet er sich ebensowenig wie die Ganglienzellen des Gehirns von den Sehzellkernen. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einem der Ganglienzellkerne zu tun, die im erwachsenen Auge immer anzutreffen sind. Über die Herkunft dieses Kernes konnte ich nichts ermitteln.

6. Stadium E.

Das nächstuntersuchte Entwicklungsstadium des Auges stammt von jungen Tieren, die am ersten Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Brutraum konserviert wurden. Diese Tiere zeigen zehn bis zwölf pigmentierte Ommatidien.

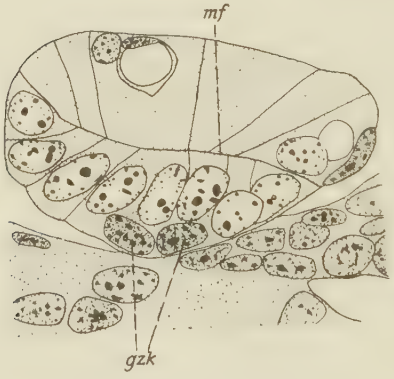

Abb. 32.

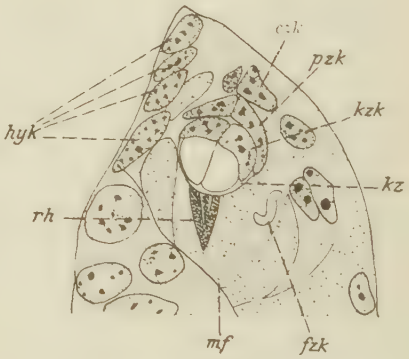

Abb. 33.

Abb. 32. Schnitt durch das Auge eines jungen *Gammarus pulex*. (Stadium E.) *mf* Membrana fenestrata; *ks* Kernschicht der Sehzellen; *gzk* Ganglienzellkern des Auges. Vergr. 1120.

Abb. 33. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums im Verbande mit dem umgebenden Augengewebe gezeichnet. Stadium E. *hyk* Hypodermiskerne; *czk* Corneagenzellkerne; *pzk* Pigmentzellkerne; *kzk* Krystallzellkerne; *kz* Krystallzelle; *fzk* Füllzellkern; *mf* Membrana fenestrata; *rh* Rhabdom. Vergr. 1120.

Wenn man das Auge als Ganzes betrachtet, so fällt gegenüber dem vorhergehenden Stadium auf, daß sich zwischen Rhabdomteil und Kernschicht der Sehzellen die Membrana fenestrata gebildet hat (Abb. 32, 33). Die Krystallkegel erwecken noch einen embryonalen Eindruck, da bei

ihnen entsprechend ihrer Bildung aus zwei kugeligen Hälften der Querdurchmesser immer noch den Längsdurchmesser an Größe übertrifft (Abb. 28a, b, 33). Häufig sind noch die SEMPERschen Zellen zu erkennen, die den Kegel sackartig umgeben (Abb. 33). Das Plasma der Krystallkegelzellen erscheint sehr homogen. Im allgemeinen scheint noch die ursprüngliche Anordnung der Corneagenzellen, Pigmentzellen und Krystallkegelzellen erhalten zu sein, wie Abb. 33 zeigt. Diese Abbildung weist am Augenrande eine Reihe von Hypodermiskernen auf, die man in ähnlicher Anordnung häufig bei embryonalen Augen von *Gammarus pulex* findet. Wahrscheinlich stellen diese Kerne das Material zur Bildung neuer Ommatidien dar.

Die Füllzellkerne erreichen auf diesem Stadium manchmal eine außerordentliche Größe (Abb. 34). Zum Teil zeichnen sie sich schon,

Abb. 34.

Abb. 35.

Abb. 34. Füllzellkerne. (Stadium E.) Vergr. 1120.

Abb. 35. Etwas schräger Querschnitt durch den oberen Teil einer Retinula mit fünf Rhabdomeren. (Stadium E.) Vergr. 1408.

ebenso wie im erwachsenen Auge, durch ihre unregelmäßige Gestalt aus (Abb. 34). Einige von ihnen sind sehr chromatinarm und infolgedessen blaß gefärbt, andre dagegen weisen auch größere Chromatinbröckchen auf. Das Rhabdom zeigt in diesem Stadium eine Zusammensetzung aus fünf Rhabdomeren (Abb. 35), von denen eins gewöhnlich etwas kleiner erscheint. Immerhin scheint sich auch das rudimentäre Rhabdomer im Gegensatz zum erwachsenen Auge distal bis zum Krystallkegel zu erstrecken. Auf Längsschnitten weist das Rhabdom in diesem Stadium eine etwas undeutliche Querstruktur auf (Abb. 33).

Ebenso wie im vorhergehenden Stadium finden sich am Grunde der Retina Ganglienzellkerne, die man jetzt aber etwas häufiger antrifft (Abb. 32). Zum Teil zeigen sie noch die Größe der Sehzellkerne, zum Teil sind sie aber auch etwas kleiner (Abb. 32). Meist unterscheiden sie sich von den Sehzellkernen durch ihre dunklere Färbung (Abb. 32), die der dunkleren Färbung mancher Ganglienzellen entspricht.

7. Stadium F.

Als nächstes Stadium wurden junge Tiere untersucht, die nach dem Ausschlüpfen aus dem Brutraum 8 Tage alt waren. Die Augen dieser Tiere weisen dem vorhergehenden Stadium E gegenüber keine wesent-

lichen Unterschiede auf. Am meisten fällt die Vergrößerung der Krystallkegel auf (Abb. 36), deren Längsdurchmesser den Querdurchmesser jetzt etwas übertrifft. Infolgedessen haben die Kegel ihre kuglige Gestalt aufgegeben und zeigen in ihrem proximalen Teil eine leichte Verschmälerung gegenüber dem distalen Teil, so daß sie in ihrer Gestalt jetzt schon etwas an die Kegel des ausgewachsenen Tieres erinnern. Die SEMPERschen Zellen sind nur noch ausnahmsweise als umgebende Hüllen zu erkennen; meist schmiegen sie sich jetzt dem Kegel dicht an. Entsprechend der Vergrößerung der Kegel nehmen die SEMPERschen Kerne jetzt einen relativ geringeren Raum ein (Abb. 36). Während sie

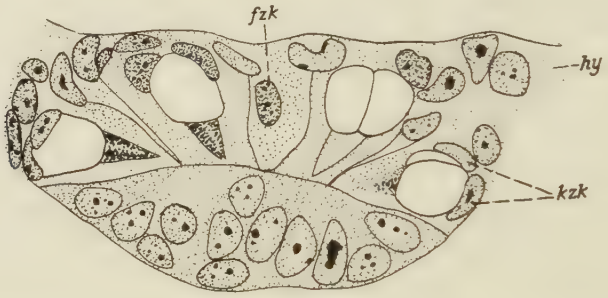

Abb. 36. Längsschnitt durch das Auge eines jungen acht Tage alten *Gammarus pulex*. (Stadium F.) *fzk* Füllzellkern; *hy* Hypodermis; *kzk* Krystallkegelzellkern. Vergr. 1120.

in den früheren Stadien den Kegel distal kappenförmig umschließen, rücken sie jetzt schon an ihren definitiven Platz, nämlich an die seitlichen, distalen Enden des Kegels (Abb. 36). In diesem Stadium F fand sich ein abnorm gebildeter Kegel, dessen Querschnitt aus drei statt aus zwei Teilen bestand.

Die Sehzellen und Pigmentzellen umgeben Rhabdom und Krystallkegel als ein weiter, einheitlicher Sack von der Corneagenzellschicht bis zur Membrana fenestrata (Abb. 36). Auf Querschnitten durch den Krystallkegel erkennt man die fünf umgebenden Pigmentzellen, von denen eine stark rudimentär ist (Abb. 28c). Auch in diesem Stadium fanden sich am Grunde der Retina liegende Ganglienzellkerne.

8. Stadium G.

Abb. 37 zeigt das Auge eines Tieres, das den Brutraum schon längere Zeit verlassen hat. Die Zeichnung ist nach drei Schnitten kombiniert. Da die Kernschicht der Sehzellen schräg getroffen ist, zeigt sie mehr Kerne, als in einem idealen Medianschnitt vorhanden sein würden. Dieses Auge ist dem Auge eines erwachsenen Tieres, abgesehen von dem

Größenunterschied, nun schon sehr ähnlich; nur die Rhabdome erscheinen etwas verkürzt. Die Krystallkegel zeigen die für *Gammarus* typische Kegelform und liegen dicht zusammen. Die Corneagenzellschicht ist

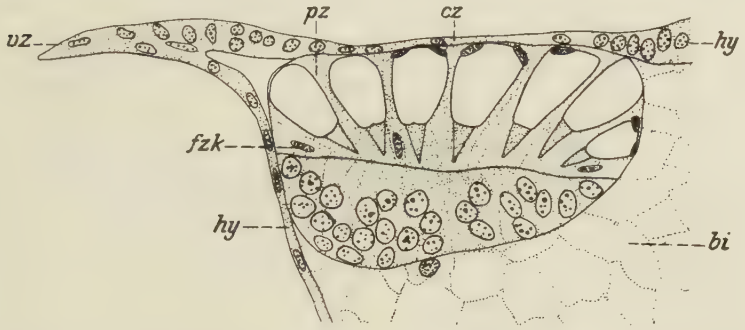

Abb. 37. Längsschnitt durch das Auge eines jungen *Gammarus pulex*. (Stadium G.) *vz* ventraler Zipfel des Kopfquerschnittes; *pz* Pigmentzelle; *cz* Corneagenzellschicht; *hy* Hypodermis; *fzx* Füllzellkern; *bi* Bindegewebe. Vergr. 70.

deutlich ausgebildet; Augenkapsel und Membrana fenestrata sind ebenfalls deutlich zu erkennen. Durch weitere Wachstumsvorgänge geht dieses Auge in den fertigen Zustand über.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, möchte ich für die Anregung zu meinen Untersuchungen und deren gütige Unterstützung meinen tiefsten Dank aussprechen. Auch Herrn Prof. Dr. F. Alverdes, Herrn Dr. K. v. Haffner und Herrn Dr. O. Mattes bin ich zu großem Dank verpflichtet. Ebenfalls sage ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. C. Tönniges meinen Dank.

Erklärung der Abkürzungen an den Abbildungen.

a, Abdomen;
aa, Augenanlage;
bi, Bindegewebe;
bm, Basalmembran des Auges;
cz, Corneagenzellschicht;
czk, Corneagenzellkern;
d, Darm;
dg.szk, degenerierte Sehzellkerne;
eh, Eihülle;
ek, Ectoderm;
ex, quer durchschnittene Extremitäten;
fz, Füllzelle;
fzk, Füllzellkern;
g, Gehirn;
gm, Ganglienzellmasse des Gehirns;
gzk, Ganglienzellkern des Auges;
hy, Hypodermis;
hyk, Hypodermiszellkern;
k, Kopf;
kk, Krystallkegel;
ks, Kernschicht der Sehzellen;
kz, Krystallkegelzelle;
kzk, Krystallkegelzellkern;

l, Leber;
mf, Membrana fenestrata;
pz, Pigmentzelle;
pzk, Pigmentzellkern;
rh, Rhabdom;
rt, Retinula;
sz, Sehzelle;
szk, Sehzellkern;
vz, ventraler Zipfel des Kopfquerschnittes.

Literaturverzeichnis.

Bronn, 1901: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 5, II. Malacostraka.

Carrière, I., 1885: Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.

Della Valle, 1893: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 20. Gammarini.

Gottlieb, Käthe, 1926: Über das Gehirn des Skorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 127.

Grenacher, H., 1879: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.

Haempel, O., 1918: Über die Fortpflanzung und künstliche Zucht des gemeinen Flohkrebses. Allgem. Fischereizeitg. Jahrg. 33.

Hanström, Bertil, 1924: Untersuchungen über das Gehirn, insbesondere die Sehganglien der Crustaceen. Ark. Zool. Bd. 163, Nr. 10.

Herbst, Curt, 1900: Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 9.

Herrick, F., 1889: The development of the compound eye of Alpheus. Zool. Anz. Bd. 12.

Hesse, R., 1901: Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70.

Hesse-Doflein, 1910: Tierbau und Tierleben. Teubner.

Johansen, H., 1893: Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae. Zool. Jb. Bd. 6.

Kingsley, I. S., 1889: The development of the compound eye of Crangon. Journ. of Morph. Bd. 1.

Kirchhoffer, O., 1910: Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpium F. Arch. f. Naturgesch. Bd. 76.

Lang, A., 1900: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Crustacea.

Mayer, P., 1878: Carcinologische Mitteilungen. Mitteilungen aus der zool. Stat. Neapel. Bd. 1,1. Jena.

Moroff, Th., 1912: Ontogenie des Facettenauges. Zool. Jb. (Anat.). Bd. 34.

Parker, G. H., 1890: The histology and development of the compound Eye in the Lobster. Bull. Mus. Harward Coll. Bd. 20.

— 1891: The compound eyes in Crustacea.

— 1899: The photochemical changes in the retinal pigment of Gammarus. Ebenda. Bd. 21 und 35.

Pereyaslawzewa, S., 1888: Le développement de Gammarus poecilurus. Bull. Soc. Impér. Naturalistes de Moscou, nouv. Sér. Bd. 2, Nr. 2.

Phillips, E. F., 1905: Structure and development of the compound eye of the honey bee. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.

Plate, L., 1924: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. II. Teil. Die Sinnesorgane der Tiere. Jena, Fischer.

Reichenbach, 1886: Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt. Bd. 14.

Sars, G. O., 1867: Histoire naturelle des crustacés d'eau douce de Norvége. 1° Liv. Les Malacostraces. Christiania.

Steele, M. I., 1907: Regeneration in compound eyes of Crustacea. Journ. of exp. Zool. Bd. 5.

Strauss, E., 1909: Das Gammaridenauge. Wiss. Erg. d. deutsch. Tiefsee-Expedition. Bd. 20. 1926.

Wundsch, H. H., 1922: Beiträge zur Biologie von Gammarus pulex. Arch. f. Hydrobiologie. Bd. 13, 3.

Zaddach, G., 1877: Die Meeresfauna an der preußischen Küste. Erste Abteilung: Crustacea Amphipoda. Schr. d. physik. ökon. Ges. Königsberg.

Lebenslauf.

Ich, Emmi Johanna Schatz, wurde am 13. November 1902 in Niedereimer, Kreis Arnsberg, geboren. Ich besitze die braunschweigische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1909 bis Ostern 1916 besuchte ich die Städtische Höhere Mädchenschule zu Bochum und trat dann in die Untertertia der Studienanstalt realgymnasialer Richtung zu Essen ein. Diese Anstalt verließ ich mit dem Zeugnis der Reife im März 1922.

Vom Wintersemester 1922/23 bis zum Wintersemester 1924/25 einschließlich studierte ich in Marburg Naturwissenschaften, insbesondere Zoologie, im Sommersemester 1925 studierte ich in Freiburg Zoologie und Chemie. Im Wintersemester 1925/26 kehrte ich wieder nach Marburg zurück, um mich hauptsächlich wieder dem Studium der Zoologie zu widmen.

Das Rigorosum bestand ich am 15. Mai 1929. Seitdem halte ich mich in Marburg auf, um mich auf das Staatsexamen vorzubereiten.

Meine akademischen Lehrer waren in Marburg: Herr Geheimrat Korschelt, Herr Prof. Dr. Alverdes, Herr Prof. Dr. C. Tönniges, Herr Dr. K. v. Haffner, Herr Prof. Dr. Claußen, Herr Geheimrat v. Auwers, Herr Prof. Dr. Strecker, Herr Prof. Dr. Schäfer; in Freiburg: Herr Geheimrat Spemann, Herr Prof. Dr. Wieland.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.